

中国烟草基因组计划重大专项资助

主 编

刘贯山 孙玉合

烟草突变体



MUTANTS
OF TOBACCO

上海科学技术出版社

中国烟草基因组计划重大专项资助

烟草突变体

主编·刘贯山 孙玉合



MUTANTS
OF TOBACCO



上海科学技术出版社

烟草突变体

主编 刘贯山 孙玉合

图书在版编目 (CIP) 数据

烟草突变体 / 刘贯山, 孙玉合主编. —上海: 上海科学技术出版社, 2016.8

ISBN 978-7-5478-2953-0

I. ①烟… II. ①刘… III. ①烟草—突变基因—研究 IV. ①S572

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 022093 号

上海世纪出版股份有限公司
上海科学技术出版社 出版

(上海钦州南路 71 号 邮政编码 200235)

上海世纪出版股份有限公司发行中心发行
200001 上海福建中路 193 号 www.ewen.co

上海中华商务联合有限公司印刷

开本 889×1194 1/16 印张 28 插页 4

字数: 800 千字

2016 年 8 月第 1 版 2016 年 8 月第 1 次印刷

ISBN 978-7-5478-2953-0/S·120

定价: 360.00 元

本书如有缺页、错装或坏损等严重质量问题, 请向承印厂联系调换

内容提要



本书是作者团队从 2008 年开始历经 8 年完成的烟草突变体系列项目的研究总结。全书共分 13 章，系统地介绍了烟草突变体的创制、筛选与鉴定历程，并对鉴定获得的 700 多个烟草各类突变体材料进行了系谱分析和突变性状描述。

本书内容丰富，资料翔实，既可作为烟草功能基因研究和烟草育种的参考书，也可作为作物育种学、遗传学、生物学等学科研究生的参考书。

编委会名单



主任委员

王元英

副主任委员

张忠锋 夏庆友 陈 勇 刘贯山

委 员

(以姓氏笔画为序)

王元英 王凤龙 王树声 冯全福 刘昌宝 刘春明
刘贯山 孙玉合 肖炳光 张忠锋 陈 勇 陈顺辉
周应兵 夏庆友 储成才 路铁刚



主 编

刘贯山 孙玉合

副主编

龚达平 王 倩 晁江涛

编著人员

(以姓氏笔画为序)

万秀清	王 倩	王 静	王大伟	王卫锋	王秀芳	王绍美	申莉莉
冯 超	吕 婧	向小华	任广伟	刘 勇	刘贯山	孙玉合	杨华应
杨爱国	李 伟	李凤霞	李廷春	巫升鑫	吴金霞	吴新儒	时 焦
余 文	张 玉	张 芊	张松涛	张洪博	陈爱国	林樱楠	罗成刚
姚学峰	晁江涛	钱玉梅	徐建华	高晓明	郭永峰	郭承芳	曹鹏云
龚达平	崔 红	崔萌萌	董春海	蒋彩虹	程崖芝	解敏敏	戴培刚

审定人员

刘贯山 孙玉合 龚达平 王 倩 杨爱国 任广伟



烟草 EMS 突变体田间种植图 (山东诸城, 2013 年)

序



2010年12月9日，我受邀参加了国家烟草专卖局“烟草基因组计划重大专项”的启动仪式，亲身见证了“开启烟草基因研究时代，引领烟草科技发展未来”的重要历史时刻，感受到了烟草行业科技工作者顺应生命科学发展潮流、加强基础前沿研究、抢占科技制高点和增强我国烟草行业核心竞争力的决心和迫切心情。

历时5年，烟草基因组计划取得了一系列重大进展，其中由中国农业科学院烟草研究所牵头承担的“烟草突变体创制、筛选与鉴定”工作更是取得了令人瞩目的成绩。

烟草突变体研究经历了大规模创制、筛选和鉴定等艰辛过程。目前，采用EMS诱变和T-DNA激活标签插入等方法，共创制了27万余份烟草突变体材料，创建了10余种高通量筛选方法，鉴定获得了700余份性状稳定遗传的烟草突变体，涉及烟草抗病、抗逆、品质、发育、营养高效等烟草重要性状，并在此基础上建立了“中国烟草突变资源生物信息库和利用平台”。同时，利用突变体材料进行基因功能研究和品种定向改良工作也取得了初步成效。

突变体是开展生物学研究与植物遗传育种的基础材料，突变体库的创制与鉴定是功能基因组学研究的重要组成部分。烟草突变体的规模化研究及《烟草突变体》的出版，不仅是以中国农业科学院烟草研究所为主的烟草突变体研究团队辛勤劳动的成果，而且是我国烟草突变体研究重要成果的凝练和体现。希望本书的出版能在烟草遗传育种与基因组学研究领域中发挥重要的推动作用。

中国工程院院士
中国工程院副院长
2016年5月于北京





烟草激活标签突变体田间种植图（山东即墨，2013 年）

前言



在生物学，特别是遗传学中，突变体是来自于突变事件的物种新遗传性状，其中基因 DNA 或染色体上碱基对序列发生了变化。现在可以检索到的最早文献记录是，1907 年 Lutz 在 *Science* 杂志上发表的一种月见草 (*Oenothera lamarckiana*) 的突变体。创制并鉴定突变体是研究植物基因功能最有效的途径，也是作物改良的重要途径。

烟草和拟南芥一样，是分子生物学和基因工程研究的模式植物，是当之无愧的“植物王国的小白鼠”。植物中许多开拓性研究都是采用烟草作材料完成的，特别是有关病毒和转基因的研究。烟草又是一种经济作物，近 30 年来，烟草产业在我国国民经济中持续发挥着重要作用。从烟草中获得的很多活性成分都具有抗菌、抗炎与抗病毒等作用，开发利用烟草来源的天然产物作为新药制剂具有重要的应用前景。利用转基因烟草作为生物反应器合成高附加值产品也具有广阔的前景。

从 2008 年开始，特别是 2010 年“烟草基因组计划重大专项”启动以来，在中国烟草总公司科技项目经费支持下，由国家烟草专卖局科技司与重大专项首席科学家领导，烟草行业内外 10 余家单位的优势力量通力合作，中国农业科学院烟草研究所牵头的烟草突变体研究历经了探索、全面铺开、深度拓展，直至基因鉴定与品种改良等过程，取得了诸多重要进展。为了及时总结与提炼研究成果，项目组计划编撰一部烟草突变体研究专著。经过全体作者近两年的辛勤笔耕和反复修改，以及编委会对全书整体把关和定稿，全部书稿于 2015 年底交付出版社。

《烟草突变体》全书共 13 章，约 80 万字，大体上分为三大部分。第一部分为基础部分，包括第 1 章至第 4 章，介绍了烟草遗传学与基因组学背景、植物突变体研究方法、烟草突变群体创制，以及烟草主要的形态突变性状描述。第二部分为主体部分，包括第 5 章至第 12 章，

系统介绍了涵盖优质、抗病、抗逆、发育、形态等突变性状在内的烟草各类突变体的筛选与鉴定过程，重点分析了鉴定获得的 700 多个突变体的系谱和性状；同时从反向遗传学角度介绍了烟草 TILLING 突变体系建立，以及部分基因的突变位点分析。第三部分为平台部分，包括第 13 章烟草突变体种质库与数据共享平台，以及烟草突变体研究纪实、烟草突变体名词索引等。

需要说明的是，本书呈现的 700 多个烟草突变体更多地限于不同世代的突变性状描述，只对其少数突变基因进行了定位、克隆和功能分析，这和烟草突变体研究起步较晚是分不开的。为了对 27 万多份烟草突变体材料进行有效编目，我们采用了条形码和系统编号，列出了突变体各个世代的系统编号，以利于今后对其进行深入的研究和利用。与拟南芥、水稻等植物一样，烟草突变体及其相关基因鉴定是一项长期而又艰巨的工作。随着研究的不断深入，相信越来越多的烟草突变体和相关基因的功能会得到深入鉴定与全面解析。

烟草突变体系列研究项目是在中国农业科学院烟草研究所牵头下，联合国内共 14 家研究单位协作攻关完成的，这些单位包括中国农业科学院生物技术研究所、西南大学、中国科学院植物研究所、云南省烟草农业科学研究院、安徽省农业科学院烟草研究所、中国烟草总公司山东省公司、中国烟草总公司福建省公司、中国农业科学院油料作物研究所、重庆大学、青岛农业大学、河南农业大学、贵州省烟草科学研究院、中国烟草东北农业试验站、湖北省烟草科研所等。在牵头单位中国农业科学院烟草研究所内，烟草突变体项目也是举全所之力，以生物技术研究中心为主，联合遗传育种研究中心、植物保护研究中心、质量安全研究中心共同完成的。《烟草突变体》是中国农业科学院烟草研究所与上述 14 家合作单位研究人员共同劳动的结晶。在本书的编撰工作中，全体撰稿和审定人员付出了辛勤的劳动和汗水，编委会委员们对全书进行了整体把关和重点指导。在此，谨表示衷心的感谢！

上海科学技术出版社对本书出版给予了热情的关心、鼓励和通力合作，谨此深表谢忱。

尽管全体编著人员为本书付出了极大的艰辛和努力，但因内容较多，编写时间仓促，再加之编写人员水平所限，书中难免存在疏漏和谬误之处，敬请广大读者指正，以便再版时修改，使之更臻完善。

编委会副主任
主 编

刘贵山

2016 年 4 月于青岛

目 录



第 1 章 烟草的遗传与基因组学

第 1 节	烟草的起源与传播	2
1	烟草的起源 / 2	
2	烟草的传播 / 2	
第 2 节	烟草的进化	3
1	烟草属的进化 / 3	
2	烟草栽培种的形成 / 3	
第 3 节	烟草的分类	5
1	烟草属的植物学分类 / 5	
2	烟草的栽培调制分类 / 6	
第 4 节	烟草重要性状的遗传	11
1	烟叶品质性状的遗传 / 11	
2	烟草抗病性状的遗传 / 13	
3	烟草主要农艺性状的遗传 / 15	
第 5 节	烟草的基因组学	17
1	烟草基因组测序计划 / 17	
2	烟草的结构基因组学 / 17	
3	烟草的功能基因组学 / 18	
	参考文献 / 20	

第2章 植物突变体研究概况

第1节	基因突变与突变体	24
1	基因突变 / 24	
2	突变体 / 27	
第2节	植物突变体研究方法	28
1	植物突变体创制 / 28	
2	植物突变体筛选 / 32	
3	植物突变体鉴定 / 32	
4	植物突变体利用 / 35	
5	生物信息学在植物突变体研究中的应用 / 37	
第3节	模式植物突变体研究概况	38
1	拟南芥突变体研究 / 38	
2	水稻突变体研究 / 40	
	参考文献 / 41	

第3章 烟草突变体创制

第1节	烟草突变受体材料特征	46
1	“中烟100”基本特性 / 46	
2	“翠碧一号”基本特性 / 46	
3	“红花大金元”基本特性 / 48	
4	林烟草基本特性 / 48	
第2节	化学(EMS)诱变突变体创制	49
1	EMS诱变技术概述 / 49	
2	EMS诱变创制烟草突变体 / 50	
第3节	T-DNA激活标签插入突变体创制	53
1	T-DNA激活标签技术概述 / 53	
2	T-DNA激活标签插入创制烟草突变体 / 54	
第4节	航太空间环境突变体创制	58
1	航太空间环境诱变技术概述 / 58	
2	航太空间环境诱变创制烟草突变体 / 59	
	参考文献 / 62	

第4章 烟草形态突变表型

第1节	烟草形态突变表型种类	66
1	“中烟100”EMS诱变形态突变表型种类	67
2	“红花大金元”EMS诱变形态突变表型种类	86
3	“翠碧一号”EMS诱变形态突变表型种类	87
4	林烟草EMS诱变形态突变表型种类	91
5	“红花大金元”T-DNA激活标签插入形态突变表型种类	93
第2节	烟草形态表型的突变率	97
1	“中烟100” M_2 代主要形态表型与突变率	97
2	“红花大金元” M_2 代主要形态表型与突变率	100
3	“翠碧一号” M_2 代主要形态表型与突变率	101
4	林烟草 M_2 代主要形态表型与突变率	102
5	“红花大金元” T_1 代主要形态表型与突变率	103
第3节	烟草形态突变表型的遗传与分离	106
1	“中烟100”EMS诱变形态表型的遗传与分离	107
2	“红花大金元”T-DNA激活标签插入形态表型的遗传与分离	107
	参考文献	108

第5章 烟草叶片形态表型突变体

第1节	筛选与鉴定方法	111
1	筛选方法	111
2	鉴定方法	112
第2节	筛选与鉴定过程	112
1	筛选过程	112
2	鉴定过程	113
第3节	鉴定的烟草叶片形态表型突变体	115
1	叶色突变体	115
2	叶形与叶片大小突变体	123
3	叶面突变体	137
4	叶片数量与厚度突变体	158
5	叶柄突变体	160
6	叶缘与叶尖突变体	162
	参考文献	168

第6章 烟草其他形态表型突变体

第1节	筛选与鉴定方法	171
	1 筛选方法 / 171	
	2 鉴定方法 / 171	
第2节	筛选与鉴定过程	172
	1 筛选过程 / 172	
	2 鉴定过程 / 173	
第3节	鉴定的烟草其他形态表型突变体	175
	1 花期突变体 / 175	
	2 株高突变体 / 185	
	3 花色突变体 / 194	
	4 株型突变体 / 201	
	5 茎叶夹角突变体 / 207	
	6 节间距突变体 / 213	
	7 育性突变体 / 216	
	8 生长势突变体 / 218	
	9 主茎突变体 / 219	
	10 烟株倒伏突变体 / 221	
	参考文献 / 222	

第7章 烟草 T-DNA 激活标签插入突变体

第1节	形态表型突变体筛选与鉴定方法	225
	1 筛选方法 / 225	
	2 鉴定方法 / 225	
第2节	形态表型突变体筛选与鉴定过程	226
	1 筛选过程 / 227	
	2 鉴定过程 / 227	
第3节	鉴定的烟草 T-DNA 激活标签插入形态表型突变体	228
	1 叶色突变体 / 228	
	2 叶形突变体 / 231	
	3 叶面突变体 / 231	
	4 叶脉突变体 / 234	
	5 叶数突变体 / 235	
	6 株高突变体 / 236	

7 株型突变体 / 240	
8 花期突变体 / 241	
9 花色突变体 / 245	
第4节 侧翼序列分离	246
1 侧翼序列的分离方法 / 246	
2 侧翼序列扩增方法的优化 / 248	
第5节 侧翼序列分析	249
1 T-DNA 插入位点的鉴定 / 249	
2 插入位点在基因组上的分布 / 250	
3 插入位点在基因和基因间区的分布 / 250	
第6节 突变基因鉴定	252
1 侧翼序列与表型的共分离分析 / 252	
2 T-DNA 插入位点相邻基因的表达分析 / 252	
3 激活基因的鉴定 / 253	
第7节 烟草转录后基因沉默突变体	254
1 转录后基因沉默的机理 / 254	
2 烟草转录后基因沉默突变体构建 / 255	
3 烟草转录后基因沉默突变体表型鉴定 / 256	
4 变异表型对应的基因功能鉴定 / 257	
参考文献 / 260	

第8章 烟草腋芽和叶片衰老突变体

第1节 烟草腋芽突变体	264
1 筛选与鉴定 / 265	
2 鉴定的烟草腋芽突变体 / 266	
第2节 烟草叶片衰老突变体	273
1 筛选与鉴定方法 / 274	
2 筛选与鉴定过程 / 276	
3 鉴定的烟草叶片衰老突变体 / 276	
参考文献 / 282	

第9章 烟草品质性状突变体

第1节 烟草香气突变体	284
1 筛选与鉴定方法 / 284	
2 筛选与鉴定过程 / 285	

3 鉴定的烟草香气突变体 / 287	
第2节 烟草耐低钾突变体	297
1 筛选与鉴定方法 / 298	
2 筛选与鉴定过程 / 299	
3 鉴定的烟草耐低钾突变体 / 300	
第3节 烟碱合成突变体	301
1 烟碱合成调控及突变体筛选的分子基础 / 301	
2 筛选与鉴定方法 / 302	
3 鉴定的烟碱合成突变体 / 303	
第4节 烟草腺毛突变体	305
1 筛选与鉴定方法 / 306	
2 鉴定的烟草腺毛突变体 / 313	
第5节 烟草优异株型突变体	317
1 筛选与鉴定方法 / 317	
2 筛选与鉴定过程 / 317	
3 鉴定的烟草优异株型突变体 / 318	
参考文献 / 321	

第10章 烟草抗病突变体

第1节 烟草抗 TMV 突变体	326
1 筛选与鉴定方法 / 326	
2 筛选与鉴定过程 / 328	
3 鉴定的烟草抗 TMV 突变体 / 329	
第2节 烟草抗 PVY 突变体	331
1 筛选与鉴定方法 / 332	
2 筛选与鉴定过程 / 335	
3 鉴定的烟草抗 PVY 突变体 / 336	
第3节 烟草抗黑胫病突变体	338
1 筛选与鉴定方法 / 338	
2 筛选与鉴定过程 / 339	
3 鉴定的烟草抗黑胫病突变体 / 341	
第4节 烟草抗青枯病突变体	345
1 筛选与鉴定方法 / 346	
2 筛选与鉴定过程 / 348	
3 鉴定的烟草抗青枯病突变体 / 350	